

***CONSIDERACIONES TEORICAS Y METODOLOGIAS
PRACTICAS PARA LA ASIGNACION DE GREMIOS
ECOLOGICOS PARA LAS ESPECIES FORESTALES
DE BOSQUES HUMEDOS TROPICALES***

Documento Técnico 58/1997

Agosto, 1997

***Consideraciones Teóricas y Metodologías
Prácticas para la Asignación de Gremios
Ecológicos para las Especies Forestales
de Bosques Húmedos Tropicales***

Proyecto BOLFOR
Calle Prolongación Beni 149
Santa Cruz, Bolivia

USAID Contrato: 511-0621-C-00-3027

Rudy Alberto Guzmán G.
Ing. Forestal

Agosto, 1997

*BOLFOR es un proyecto financiado por USAID y el Gobierno de Bolivia e implementado por
Chemonics International, con la asistencia técnica de Conservation International,
Tropical Research and Development y el Wildlife Conservation Society*

Las opiniones y juicios técnicos expresados en los informes del Proyecto BOLFOR, son emitidos por los consultores contratados por el proyecto y no reflejan necesariamente la opinión o políticas del Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente, Sub-Secretaría de Recursos Naturales, Secretaría Ejecutiva del PL480 o USAID.

TABLA DE CONTENIDO

| | | Página |
|----------------------|---|--------|
| SECCION I | INTRODUCCION | I-1 |
| SECCION II | EL CONCEPTO DEL GREMIO | II-1 |
| SECCION III III-1 | CRITERIOS PARA LA DETERMINACION DE GREMIOS | |
| SECCION IV | ALGUNAS CONSIDERACIONES PRACTICAS PARA LA DETERMINACION DE GREMIOS EN ESPECIES ARBOREAS | IV-1 |
| SECCION V | CONCLUSIONES | V-1 |
| SECCION VI | REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS | VII-1 |

SECCION I

INTRODUCCION

La clasificación de las especies forestales con similares comportamientos en cuanto a requerimientos ambientales es una de las principales bases ecológicas para el manejo. Existen intentos de clasificación basados en distintos conceptos ecológicos, por lo que es difícil encontrar consenso respecto a cuáles deben ser los factores más importantes a tener en cuenta en las agrupaciones, debiendo dejar de lado aspectos subjetivos. Sin embargo, otros autores como Oldeman y Van Dijk (1991) se cuestionan si solamente los factores medibles deben tomarse en cuenta en las agrupaciones.

Algunos autores consideran que se deben tomar en cuenta los factores biológicos y ecológicos más importantes respecto a los recursos y condiciones del ambiente y la historia de vida para la definición de los grupos de especies (Finegan, 1993).

Las especies de árboles difieren en su respuesta a las condiciones lumínicas. En un extremo, algunas especies pueden germinar debajo del dosel y sus brinzales pueden establecerse y crecer. Otras necesitan más radiación solar para su crecimiento. Sin embargo, todas ellas tienen la habilidad de regenerar in situ debajo del bosque. El otro extremo es el grupo de especies cuyos brinzales no se encuentran debajo del dosel, pero pueden aparecer después de la creación de un claro (Swaine y Whitmore, 1988).

Frecuentemente se ha hecho referencia a la existencia de grupos de árboles ecológicamente disímiles en las selvas altas perennifolias, básicamente diferenciados con la terminología forestal de tolerantes a la sombra y demandantes de luz (véase revisión hecha por Martínez-Ramos, 1985). Para ello, muchos autores han desarrollado teorías, algunas un tanto subjetivas en cuanto a la forma de cómo las especies aprovechan los recursos, en función a estrategias y su clasificación se basa principalmente en cómo su crecimiento está determinado por el factor luz y las condiciones microambientales.

El presente artículo resume una revisión de literatura sobre la temática de gremios y consideraciones prácticas a considerar para la agrupación de especies arbóreas, con la intención de reunir distintos criterios aplicables y que faciliten al silvicultor en su determinación.

SECCION II

EL CONCEPTO DE GREMIO

El término gremio (traducido del inglés 'guild') se define como un grupo de especies que explota la misma clase de recursos del medioambiente de una manera similar. El gremio agrupa especies que solapan significativamente en sus requerimientos de nicho, sin considerar la posición taxonómica (Root, 1967).

Debido a que la luz es reconocida como el factor ambiental que presenta mayor variación, las especies forestales se clasifican en función a su respuesta a la variación de este recurso. Acompañando al gradiente del recurso luz en el ambiente, las especies han desarrollado dos estrategias biológicas extremas básicas conocidas como esciofitismo o tolerancia a la sombra y heliofitismo o intolerancia (Whitmore, 1991).

Las especies tolerantes a la sombra presentan tasas fotosintéticas bajas aún en intensidades lumínicas altas, un punto de compensación bajo, reducidas tasas de respiración en la oscuridad y bajo punto de saturación del aparato fotosintético a intensidades bajas de luz. Las bajas tasas de respiración a la oscuridad y consecuentemente el bajo punto de compensación lumínico, hacen posible que estas especies puedan mantener un balance positivo de carbono aún en muy bajas condiciones de iluminación (Bazzaz y Pickett, 1980; Finegan, 1993).

Las especies intolerantes a la sombra, cuando se encuentran con buena iluminación, presentan tasas fotosintéticas muy elevadas, un alto punto de compensación lumínico, y altas tasas de respiración en la oscuridad. Cuando las condiciones de iluminación no son adecuadas, su rendimiento fotosintético puede ser inferior al de las esciófitas y puede tolerar por muy poco tiempo un balance negativo de carbono resultante de las altas tasas de respiración en la oscuridad (Bazzaz y Pickett, 1980; Bjorkman, 1968; Fetcher *et al.*, 1987).

La tendencia hacia un interés en el rol de la adaptación de las especies a diferentes sitios de regeneración y crecimiento, obedece a estructurar grupos o gremios de árboles, como una necesidad de estrategia de manejo para conservar el bosque y también para contar con herramientas que permitan restaurar los bosques degradados.

Las especies de un mismo gremio comparten no solamente patrones generales de regeneración natural y potencial de crecimiento, sino también de propiedades de madera y usos generales. El análisis de los gremios de especies forestales, al integrarse con los conocimientos de las gradientes que presentan los recursos y las condiciones del ambiente, permite una mayor comprensión de los bosques naturales y su dinámica (Finegan, 1996).

El propósito de la clasificación de especies en grupos relativamente homogéneos es particularmente necesario porque muchas especies son representadas por muy pocos individuos en cualquier área de estudio. Para clasificar las especies en grupos o gremios, se impone un grado de simplificación que reduzca el contenido de información pero revele los patrones generales y

facilite las predicciones acerca del proceso del bosque (Swaine y Whitmore, 1988).

SECCION III

CRITERIOS PARA LA DETERMINACION DE GREMIOS

Hace varias décadas ya se intentaba definir a las especies del bosque en grupos con ciertas características comunes. En 1952, Corner (citado por Vásquez-Yanes, 1980), denominaba como “**weed trees**” o **árboles maleza**, a aquellos árboles que no forman parte de la vegetación madura, presentan un crecimiento extraordinariamente rápido, alcanzan la madurez en pocos años, producen numerosos propágulos latentes y tienen una vida muy corta en comparación con otras especies arbóreas de etapas posteriores.

Por otro lado, Martínez-Ramos (1985) indica que la dinámica de los claros ha tenido un papel selectivo importante en definir los atributos de ciclos de vida de las especies arbóreas, las que pueden ubicarse en tres grandes grupos de especies: **pioneras, nómadas y tolerantes**, las que se detallan a continuación:

Especies pioneras, son aquellos árboles que completan su ciclo de vida únicamente en los claros o ambientes de alta iluminación, desarrollándose en estos sitios desde semilla, donde probablemente los más longevos no pasan de 50 años. Estas especies se integran a la población con la germinación de las semillas en sitios de elevada intensidad lumínica recientes, generalmente mayores a 200 m². Estos claros pueden colonizarse por medio de semillas de latencia prolongada y/o alta capacidad de dispersión (Budowski, 1963; Dawkins, 1966; Brokaw, 1984; citados por Martínez-Ramos, 1985).

Especies nómadas, llamadas así por primera vez por Van Steenis en 1957. Tuvieron esa denominación porque parecen buscar claros como medio de subsistencia o regeneración. Varios hechos sugieren que estas especies sean demandantes de claros:

- i. La estructura diamétrica de las poblaciones muestra carencia de individuos de tamaños intermedios;
- ii. Los individuos adultos tienden a encontrarse espacialmente agregados y
- iii. Los árboles progenitores tienden a mantener a su alrededor camadas de plántulas y juveniles, inhibidas que incrementan notablemente su crecimiento cuando ocurre un claro.

Especies tolerantes, son aquellas que según Martínez-Ramos tienen larga vida, que nunca alcanzan el dosel superior y que no están condicionadas de manera estricta por los ambientes de alta iluminación para completar su ciclo de vida (argumentos que no son ciertos en términos absolutos y sobre las que hoy en día las investigaciones muestran lo contrario, con excepción de arbustos del sotobosque). Adicionalmente, este autor afirma erróneamente al aplicar este criterio generalizando que “los árboles tolerantes nunca alcanzan el dosel superior”.

Hartshorn (1980), encontró en la Estación Biológica La Selva, que las especies del dosel superior presentan algún grado de heliofitismo y en los estratos inferiores las más comunes son las que toleran la sombra. Sin embargo, al considerar la composición del bosque en términos de número de especies, se observa que la mayoría de los árboles corresponden a especies esciófitas, ya que un bosque maduro sin perturbaciones drásticas está compuesto en buena parte por especies maduras tolerantes en diferentes grados a la sombra.

Clark y Clark (1987), citando a Budowski (1965) y Whitmore (1982) adoptan la terminología de agrupación basada en dos extremos:

Especies pioneras, son aquellos árboles que dependen de las condiciones de alta luz en sitios talados o en claros naturales muy grandes. Dichas especies están compuestas por un número reducido, compartiendo un síndrome de características, tales como la producción de numerosas semillas pequeñas, crecimiento muy rápido y una longevidad relativamente corta. Se han venido utilizando otros términos como sinónimos tales como: especialistas en claros grandes (Denslow, 1980).

Especies no pioneras del bosque maduro, basadas en conceptos diversos de tolerancia y dependencia de claros. Es posible encontrar términos análogos utilizados por otros autores como: especialistas de claros pequeños (Denslow, 1980); especies persistentes (Coley, 1980; Brokaw y Foster, 1982); especies primarias (Swaine y Hall, 1983; Brokaw, 1985); especies parcialmente tolerantes a la sombra (Schulz, 1960) y especies tolerantes a la sombra (Whitmore, 1982).

Clark y Clark (1992) aseveran en base a los criterios desarrollados por Swaine y Whitmore (1988) y Whitmore (1989) que solamente un grupo de los árboles de los bosques húmedos tropicales está claramente identificado y es el de **las especies pioneras**, caracterizadas por la alta fecundidad, semillas pequeñas, dependencia de aperturas grandes para la germinación, altas tasas de crecimiento, vida corta y alta mortalidad en la sombra.

En otro estudio realizado en la isla de Barro Colorado-Panamá, relacionado con patrones de regeneración de árboles, Hubbell y Foster (1987) concluyeron que se distinguen cualitativamente cuatro patrones comunes en las especies arbóreas, denominando a los grupos de especies en: de **sol**, de **sol parcial**, de **sombra** e **indiferentes**.

Especies de sol, se denominan así aquellas cuyos árboles jóvenes se concentran en los claros.

Especies de sol parcial, donde los árboles jóvenes se encuentran en las clases del dosel de alturas intermedias.

Especies de sombra, cuyos árboles jóvenes se concentran en las clases de dosel alto.

Especies indiferentes, son aquellas que muestran un patrón de distribución de los árboles

jóvenes con mayor estabilidad en sus distribuciones diamétricas a través del tiempo y el espacio.

Tomando como base el criterio de germinación de las semillas, Swaine y Whitmore (1988) indican que existen dos grandes grupos cualitativos de especies en el bosque tropical lluvioso, siendo éstos:

Especies pioneras, como aquellas cuyas semillas pueden solamente germinar en claros abiertos en el dosel del bosque y en los cuales la luz solar llega al nivel del suelo por lo menos durante una parte del día; y

Especies no pioneras o Climax, como aquellas cuyas semillas pueden germinar debajo de la sombra del bosque. Las plántulas pueden establecerse en la sombra y sobrevivir. Las plantas jóvenes son comunmente encontradas debajo del dosel, pero pueden también aparecer en ambientes abiertos.

Se aprecia que la agrupación de las especies que realizan Hubbell y Foster (1987) se define por el tamaño del claro.

En un estudio referente a la sobrevivencia, el reclutamiento y el crecimiento de brinzales y fustales, tanto en bosque de dosel alto como en bosque de dosel bajo, realizado en la Isla de Barro Colorado- Panamá, Welden et al.(1991) determinaron tres grupos de especies con patrones ecológicos bien diferenciados:

Las especies pioneras, aquellas que crecen rápidamente en sitios con dosel bajo, tienen tasas bajas de sobrevivencia en bosques con dosel alto y tienen pocos reclutas por cada árbol adulto, tanto en bosque con dosel alto como con dosel bajo.

Las especies especialistas de sotobosque, que son aquellas que sobreviven pobremente en bosques con dosel bajo, pero crecen satisfactoriamente en sitios con dosel alto, con crecimiento lento.

Las especies generalistas, que muestran alta sobrevivencia y lento crecimiento en ambas categorías de altura de dosel.

Para Finegan (1996) las especies de los bosques húmedos tropicales pueden clasificarse en dos gremios extremos análogos a las bases teóricas establecidas por las estrategias de las **especies “r”** y las **especies “k”**. En el gremio de las especies **heliófitas** se encuentran aquellos árboles colonizadores y ocupadores de sitios abiertos, que producen diásporas en gran cantidad a edad precoz y que este autor denomina como **heliófitas efímeras**. Dentro de este gremio, Finegan caracteriza a un grupo de especies cuya estrategia es menos extrema que las ya descritas y las denomina de **heliófitas durables**.

El otro gremio corresponde a las **esciófitas**, que son aquellas especies de crecimiento lento, mayor inversión en la producción de estructuras permanentes y con semillas de tamaño

mediano a grande.

SECCION IV
ALGUNAS CONSIDERACIONES PRACTICAS PARA LA DETERMINACION DE
GREMIOS EN ESPECIES ARBOREAS

Resulta difícil determinar la clasificación de las especies arbóreas a través de ciertos indicadores prácticos, observables y fácilmente identificables, dentro de los gremios a que pertenezcan. Sin embargo, muchos de los aspectos a considerar, van a depender del conocimiento y vivencia de la persona en el bosque en cuestión.

Los estudios recientes sobre regeneración de árboles en el trópico, se han concentrado en los gradientes de disponibilidad de luz (y consecuentemente a la formación de microambientes), particularmente en relación con la respuesta de las distintas especies a claros de diferentes tamaños. A partir de ello, es que algunos autores han definido la clasificación de las especies en función a los requerimientos de los claros de diferentes tamaños para la germinación y establecimiento de las especies (Hubbell y Foster, 1987).

Sin embargo, Clark y Clark (1987), sugieren que es más provechoso identificar los factores ambientales específicos que influyen en la regeneración de una especie, tales como la intensidad y la calidad de luz, el nivel de competencia de las raíces, la textura del suelo y la evasión a depredadores o patógenos. Posteriormente, en 1992, éstos mismos autores sugieren que para entender la regeneración de árboles tropicales, se deben tomar en cuenta:

- C Evaluación de los requerimientos para la germinación de plántulas y su establecimiento;
- C Estudio de todas las clases de tamaño juvenil;
- C Evaluaciones del desempeño en condiciones de micrositio sobre el ámbito de sitios ocupados por las especies;
- C Observaciones de largo plazo, particularmente para el análisis de sobrevivencia y dinámica de microhábitat;
- C Comparación de especies en el mismo bosque.

En términos generales y con las experiencias desarrolladas en diferentes bosques y de distintos investigadores, se pueden relacionar algunos aspectos prácticos a la determinación de los gremios. A continuación se toman en consideración los siguientes elementos:

A. Condiciones a Nivel de Micrositio

Las características que presenta cada micrositio en cuanto a luminosidad, tamaño, sobreposición de copas, bordes de claros y estados o fases de la dinámica de sucesión del bosque, crean situaciones microclimáticas particulares, con diferentes grados de radiación solar, temperatura y humedad relativa del aire, para el crecimiento de una planta individual o un grupo de plantas.

Las principales variables microclimáticas que determinan el crecimiento de las plantas en

los claros son: la radiación fotosintéticamente activa (RAFA), la temperatura máxima media mensual del suelo a 5 cm de profundidad, la humedad relativa mínima media diaria y la temperatura máxima media diaria del aire. Las cuatro variables citadas, se hallan fuertemente correlacionadas entre sí debido a que todas son dependientes de la RAFA (Whitmore et al. op. cit.; citado por Cabrelli, 1992).

En el trópico, los rayos solares son más fuertes porque llegan más perpendicularmente, así que las diferencias entre luz y sombra y humedad suficiente e insuficiente, pueden ser más marcadas y acentuar la heterogeneidad del ambiente físico (Terborgh, 1985; Ricklefs, 1977; citados por Leigh, 1990).

Se considera a la radiación solar como elemento principal del microclima, por su importancia sobresaliente como recurso limitante en el crecimiento dentro de los bosques y su papel preponderante en la determinación y magnitud de otros factores del microclima como temperatura y humedad relativa. En tal sentido, el microclima puede variar en el espacio y en el tiempo. Las variaciones espaciales se dan en un plano horizontal, es decir de un punto a otro, dependiendo de la apertura del dosel; y también en el plano vertical, donde la radiación disminuye, conforme disminuye la altura de la planta dentro del bosque (Finegan, 1996).

La temperatura a nivel de la superficie del suelo es otra de las variables microclimáticas que está relacionada con la radiación que en un determinado punto en el bosque es capaz de absorber. La vegetación que allí crece absorbe calor y por lo tanto, disminuye la temperatura que llega al suelo. El bosque por lo general reduce las temperaturas máximas del aire dentro de él, comparadas con las que se producen en áreas abiertas. Del mismo modo, la presencia de bosque aumenta las temperaturas mínimas del aire con relación a un espacio abierto (Donoso, 1981).

Las condiciones dadas por microclimas dentro el bosque favorecen al crecimiento de ciertas especies o grupos de especies. Por ejemplo, en la Estación Biológica la Selva, Clark y Clark (1992) observaron que existe una mayor proporción de regeneración (hasta 20 cm de diámetro) de plantas de especies esciófitas en sitios con fases de bosque maduro. Además, especies como *Lecythis* y *Minquartia* en clases juveniles son predominantes bajo dosel de bosque maduro, donde sus copas reciben poca iluminación. Pequeños arbolitos menores a 1 cm de diámetro indican que especies como *Lecythis*, *Minquartia*, e incluso *Dipteryx*, son capaces de germinar, establecerse, y sobrevivir períodos significativos bajo el dosel del bosque.

Especies como *Dipteryx*, *Hymenelobium* y *Simarouba* mostraron tener gran afinidad con los claros o con fases de reconstrucción del bosque (especialmente *Simarouba*, especie que presenta patrones de distribución de micrositio con alta disponibilidad de luz).

Otras especies como *Hyeronima* y *Pithecellobium* demostraron una alta afinidad con cambios en la fase del bosque, requiriendo alta luminosidad para germinar y consecuentemente condiciones de microhábitats particulares en cuanto a grado y dosificación de luz y temperatura. La concentración de plántulas en los claros o en sitios en fase de reconstrucción del bosque,

sugieren que estas especies tienen una alta probabilidad de establecerse en esas condiciones de micrositio, que bajo el dosel de bosque maduro

En el otro extremo, *Cecropia* spp. demostró pertenecer a un grupo de especies que requieren claros o micrositios en reconstrucción. Definitivamente, Clark y Clark (1992) indican que los patrones que presentan los micrositios, reflejan diferencias en las interacciones entre el desempeño o funciones de los árboles y las condiciones ambientales.

Las variaciones provocadas por la apertura o formación de claros en el dosel del bosque, no solamente incrementan la radiación fotosintéticamente activa (RAFA), sino que provocan cambios en los microclimas del aire y del suelo (Becker et al. 1988, Fetcher et al. 1985, Raich 1987, Schulz, 1960; citados por Brown 1993). Este mismo autor hace énfasis en que la cantidad de radiación influye en el desarrollo de las plántulas a través de la composición espectral y también en la temperatura del aire y el suelo y en la humedad relativa, por tal razón cada claro de diferente tamaño tiene diferente microclima, lo que puede determinar la composición de las especies que regeneran.

Por otro lado, Smith et al. (1992) hacen referencia a que las variaciones ambientales de micrositio, no solamente están influenciadas por los factores antes señalados, sino por la hora del día en que incide la luz en las aperturas del dosel y por la altura del mismo. Todo ello hace que las diferentes respuestas a la luz, influyan y expliquen la riqueza de las especies del bosque tropical.

B. Tamaño y Peso de las Semillas

Se observa que hay una tendencia generalizada a que las especies pioneras o heliófitas efímeras, presenten semillas pequeñas a muy pequeñas, como es el caso de *Ochroma* sp. (Finegan, 1996).

En un estudio realizado por Ibarra-Manriquez y Oyama (1992) en la Estación Los Tuxtlas-México, observaron que más que el tamaño de las semillas, es el peso de las mismas lo que diferencia y por ende caracteriza a las especies pioneras. En dicho estudio que comprendió 139 especies entre monoicas y dioicas, y entre pioneras y no pioneras (aunque en este caso se tomó el término de especies persistentes), las semillas de las pioneras fueron significativamente de menos peso que de las especies no pioneras. De hecho, el argumento de que sea el peso de la semilla y no el tamaño, en el fondo es casi el mismo.

C. Cantidad de Semillas Producidas

Este es otro elemento práctico que ayuda a la determinación de los gremios de las especies. En términos generales las especies pioneras producen gran cantidad de semillas (Clark y Clark, 1987) que son favorecidas por el viento en su dispersión (Finegan, 1996).

Ochroma lagopus puede llegar a producir 40.000 semillas por individuo en el mes más seco del año y otras especies como *Anthocephalus* sp. y *Heliocarpus* sp. pueden ser aún más cuantiosas (Vásquez-Yanes, 1980)

Por otro lado, Ibarra-Manriquez y Oyama (1992) confirman este criterio que relaciona la

producción de un elevado número de semillas por las especies pioneras y adicionalmente hacen referencia a que las especies dioicas también son capaces de producir gran cantidad de semillas (datos para los bosques de la Estación Los Tuxtlas-México).

D. Tiempo de Floración y Fructificación

Existe una aproximación de los gremios con el tiempo en que las especies permanecen en floración y en fructificación. Las especies pioneras tienen un período significativamente largo de floración, comparado con especies no pioneras. Los estudios de Ibarra-Manriquez y Oyama (1992) en Los Tuxtlas-México, mostraron que las pioneras presentan un número constante de especies floreciendo durante todo el año, con un pico de fructificación en mayo, en contraste con las especies no pioneras que muestran picos de floración en abril y mayo y la fructificación más alta en septiembre. Este criterio no puede generalizarse y puede ser válido como algo específico al sitio de estudio.

E. Germinación de Plántulas

Si bien este parece ser un criterio obvio, es importante remarcar que aquellas especies que germinan significativamente mejor en dosel abierto, son típicamente encontradas en los claros del bosque, en bosques secundarios y otros ambientes de alta luminosidad.

Por otro lado, aquellas especies que germinan significativamente mejor dentro del bosque que en los claros, no son encontradas en áreas con grandes disturbios. Ello indica la estrecha asociación existente entre dónde las especies pueden germinar y dónde ocurren naturalmente. Así lo demostraron Raich y Khoon (1990) en estudios del efecto de aperturas del dosel en la germinación de semillas en Malasia.

F. Diseminación de las Diásporas

Así como ya fuera indicada la relación del tamaño de las semillas con el gremio de las pioneras existe una estrecha relación del tamaño con la forma o el agente de dispersión de la semilla. Las semillas de especies pioneras están asociadas a la dispersión por viento, siendo el ejemplo más evidente el de *Ochroma lagopus* (Vásquez-Yanes, 1980; Finegan, 1996).

Smythe (1970), citado por Bolaños (1991), señala que las semillas de medianas a grandes como las de *Astrocaryum*, *Dipteryx*, *Spondias* (las dos primeras esciófitas) son dispersadas por el unglado *Dasyprocta punctata* en la época donde hay abundancia, transportándolas y escondiéndolas en la tierra sin dañarlas, cerca a troncos caídos o de alguna estructura del bosque, como estrategia de almacenar para épocas de escasez de alimentos. Muchas de las veces este animal no logra encontrar las semillas enterradas y éstas germinan.

Sin embargo, este criterio no es una regla y existen excepciones, donde el mejor ejemplo es el caso de *Cecropia*, cuyas diásporas son diseminadas por vertebrados.

G. Composición de los Parches del Bosque por Disturbios

La composición de los parches del bosque es otro elemento que ayuda de cierta manera a definir el gremio a que pertenecen determinadas especies. Bosques naturales que han sufrido algún tipo de disturbio, como ser claros por la caída de varios árboles en un período dado, normalmente son colonizados y al paso de varias décadas, los árboles ocupan el dosel. Sin embargo, el parche formado estará compuesto por algunas especies que reflejan los disturbios que ocurrieron en años anteriores. Así se observan en épocas de floración, “manchas” típicas como ocurre con *Vochysia*, *Cordia*, *Tabebuia*, *Swietenia* o con *Schyzolobium*, todas ellas heliófitas (com. pers. Guzmán, 1996).

Cuanto mayor el grado de intervención (en términos cuantitativos) o cuanto mayores sean los disturbios ocasionados al bosque, éste se verá dominado por especies heliófitas. Es el caso de los efectos de huracanes (Whitmore, 1995; citado por Finegan, 1996). En estas condiciones hay una predominancia de determinadas especies de gremios que son favorecidos por efecto del disturbio, permitiendo obtener una primera aproximación al gremio a que pertenecen las especies (obs. pers. Guzmán, 1995).

H. Relación de los Gremios con Especies Monoicas o Dioicas

Este tipo de relación ha sido muy poco estudiada. Ibarra-Manriquez y Oyama (1992) intentaron relacionar gremios a través de una investigación sobre correlación ecológica de rasgos o características reproductivas de árboles de la Estación Los Tuxtlas-México, sin embargo, la frecuencia de las especies monoicas o dioicas y los gremios no demostró significancia, a pesar de haber significancia asociada con el tipo de fruto (las especies dioicas tuvieron una asociación significativa con frutos frescos y con flores simples).

I. Herbiboria

De acuerdo a un estudio realizado por Coley (1986), en la Isla Barro Colorado, Panamá, las hojas jóvenes tanto de especies pioneras como de persistentes, son atacadas con frecuencia significativamente mayor que las hojas maduras, sea por herbívoros vertebrados o invertebrados y esto se debe a que en las hojas nuevas existe mayor disponibilidad de nitrógeno que en hojas adultas (Kursar y Coley, 1991). El mayor contenido de agua y nitrógeno de las hojas jóvenes puede aumentar las tasas de crecimiento de insectos y puede ser una de las causas de su preferencia.

Por otro lado, Ernest (1989), refiriéndose específicamente a insectos, indica que los herbívoros podrían preferir hojas jóvenes, porque generalmente éstas tienen bajas concentraciones de taninos y de componentes que reducen la digestibilidad y poseen altos niveles de nutrimentos.

En general, hierbas, arbustos y lianas de etapas primarias de sucesión tienden a defenderse del ataque de herbívoros con alcaloides o látex, u otros compuestos tóxicos de bajo peso molecular (Leigh, 1990).

Con relación al grado de daño en las hojas de especies pioneras y especies persistentes, Coley (1990) registró tasas menores de consumo de hojas y tasas más uniformes de daño de las

hojas maduras de las especies persistentes, en comparación con las de las pioneras. Uno de los factores que se relacionan con este comportamiento puede deberse a que las especies persistentes están dispersas en todo el sotobosque y por tanto, los herbívoros pueden encontrarlas con facilidad. Estas especies crecen lentamente y es posible que no puedan reponer sus hojas con mucha frecuencia, así que es de gran importancia que puedan defender sus hojas de los herbívoros. En otro estudio realizado por Coley (1981), las especies persistentes mostraron mayores concentraciones de compuestos fenólicos en sus hojas que en las de las especies pioneras.

En contraste, las especies pioneras dependen de la germinación en claros de luz recién formados y de un rápido crecimiento subsiguiente para poder llegar al dosel. Parece ser que canalizan su energía para crecer rápidamente y no para crear defensas costosas. Como las plantas jóvenes de las especies pioneras aparecen solo en los claros de luz, su distribución en el bosque es más agrupada que la de las plantas jóvenes de las especies persistentes (Coley, 1990).

J. Espesor de la Corteza

El espesor de la corteza viene a ser tal vez una característica muy particular de árboles que crecen en bosques de regiones que presentan una estacionalidad marcada de la época seca. Pinard, Putz y Guzmán (1996) observaron que existe correlación entre el espesor de la corteza y algunas características. La correlación negativa entre el espesor de la corteza y abundancia y frecuencia de plántulas sugiere que las especies que regeneran en el sotobosque presentan corteza delgada y que por lo general no resisten al fuego.

La corteza gruesa que presentan algunas especies está positivamente relacionada con aquellas que presentan estrategias de regeneración intolerante a la sombra.

SECCION V

CONCLUSIONES

La identificación de grupos o gremios que determinan ciertos patrones en común entre las especies del bosque húmedo tropical, es una necesidad como herramienta para el manejo del bosque, sin embargo no es fácil y requiere mucho conocimiento del comportamiento de las especies. Asimismo, la clasificación es algo subjetivo y el número de gremios a los que se quiera adoptar es también una determinación que depende de quién lo haga.

La existencia de gremios de árboles tropicales es un tema que crea controversias. Definitivamente existen claras y marcadas diferencias entre especies con relación a sus requisitos de regeneración, pero la pregunta es cuántos gremios existen (Hubbell y Foster, 1986a, citados por Hubbell y Foster, 1987).

El continuar manejando dos grandes gremios tal como fuera propuesto por Swaine y Whitmore en 1988, es poco preciso, dejando muchas lagunas para su aplicación como herramienta en el manejo de bosques, y más aún si es que se intenta definir gremios para aquellas especies de bosques tropicales, pero que presentan particularidades como son los bosques de montaña o los bosques secos.

Por otro lado, el denominar como gremio de especies persistentes a las heliófitas durables y a las esciófitas, no es adecuado porque todas las especies persisten en el bosque, como bien lo indica Finegan (1996). Por tanto, se considera conveniente depurar el amplio rango de especies con comportamientos muy marcados en un solo gremio, en la medida que esto sea necesario, como herramienta silvicultural.

Es muy posible que al encontrar una correlación entre los hábitos sexuales de las especies y los gremios, ayude en la determinación de gremios y consecuentemente en el manejo de bosques a nivel de ciertas especies.

Un aspecto que resulta interesante para la clasificación de las especies en gremios es el relacionado con la herbivoría, sin embargo, requiere de más estudio.

Parte de los conocimientos necesarios para la definición de gremios, al margen de la indiscutible investigación, es posible rescatarla y sistematizarla de algunos baqueanos o materos, quienes tienen un “sólido” aunque empírico conocimiento de estas relaciones ecológicas.

En ambientes con una estación seca bien marcada, deben considerarse otros elementos de análisis como el espesor de la corteza, la profundidad de los suelos, la viabilidad de las semillas y otros.

Estudios relacionados a las distribuciones diamétricas por especies son muy importantes para observar su abundancia a lo largo del ciclo de vida de las mismas.

La definición de los gremios continuará cambiando y ajustándose en la medida que se genere más investigación y se conozca mejor el funcionamiento de las especies dentro de la dinámica de la regeneración. Pero, para fines prácticos y aplicados al manejo, es el propio silvicultor quien debe encontrar las respuestas en el entendimiento del propio bosque.

SECCION VI
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Bolaños, R. 1991. "Estudio sobre Ecología Forestal del Bosque Elías Meneses. Reserva Forestal de Producción Choré". SPERNR-SEGMA-BID. 25p.
- Brown, N. 1993. "The Implications of Climate and Gap Microclimate for Seedling Growth Conditions in a Bornean Lowland Rain Forest". *Journal of Tropical Ecology* (1993) 9:153-168.
- Cabrelli, D. 1992. "Efecto de la Radiación Solar bajo Dosel sobre el Crecimiento de la Regeneración de Especies Heliófitas Durables en el Bosque Húmedo Tropical y su Respuesta a la Intervención Silvicultural". Tesis de Magister Scientiae, CATIE, 1992.
- Clark, D.; Clark, D. 1987. "Análisis de la Regeneración de Árboles de Dosel en Bosque muy Húmedo Tropical: Aspectos Teóricos y Prácticos". *Revista Biología Tropical*, 35 (Supl. 1): 41-54.
- _____ 1992. "Life History Diversity of Canopy and Emergent Trees in a Neotropical Rain Forest". *Ecological Monographs*, 62(3),
- Clark, D.; Clark D.; Rich, P. 1993. "Comparative Analysis of Microhabitat Utilization by Saplings of Nine Tree Species in Neotropical Rain Forest". *Biotropica* 25(4): 397-407.
- Coley, P. 1990. "Tasas de Herbivorismo en Diferentes Árboles Tropicales". En *Ecología de un Bosque Tropical*. Leigh, Rand y Windsor Editores. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá, pp 191-200.
- Denslow, J. 1980. "Gap Partitioning Among Tropical Rainforest Trees". *Tropical Succession* 47-55.
- _____ 1987. "Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity". *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1987. 18:431-451.
- Donoso, C. 1981. "Ecología Forestal. El Bosque y su Medio Ambiente". Universidad Austral de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 369 p.
- Ernest, K. 1989. "Insect Herbivory on a Tropical Understory Tree: Effects of Leaf Age and Habitat". *Biotropica* 21(3): 194-199.
- Finegan, B. 1996. "Texto de Clases del Curso Bases Ecológicas para el Manejo de Bosques Tropicales". CATIE (mimeograf.).
- Hartshorn, G. 1980. "Neotropical Forest Dynamics". *Tropical Succession* 23-30.

- Hubbell, S.; Foster, R. 1987.” La Estructura Espacial en Gran Escala de un Bosque Neotropical”. *Revista Biología Tropical*, 35 (Supl.1): 7-22.
- Ibarra-Manriquez, G.; Oyama, K. 1992. “Ecological Correlates of Reproductive Traits of Mexican Rain Forest Trees”. *American Journal of Botany* 79(4): 383-394.
- Kursar, T; Coley, P. 1991. “Nitrogen Content and Expansion Rate of Young Leaves of Rain Forest Species: Implications for Herbivory”. *Biotropica* 23(2): 141-150.
- Leigh, E. 1990.” ¿ Por qué hay Tantos Arboles Tropicales?. En *Ecología de un Bosque Tropical*. Leigh, Rand y Windsor Editores. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá, 1990. pp 75-112
- Martinez-Ramos, M. 1985. “Claros, Ciclos Vitales de los Arboles Tropicales y Regeneración Natural de las Selvas Altas Perennifolias”. En: *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz*, México. Vol II. Gomez-Pompa y del Amo (Eds.) 191-239. Editorial Alhambra, México.
- Pinard, M.; Putz, F.; Guzmán, R. 1996. “Ecological Characterization of Tree Species to Guide Forest Management Decisions - an Exercise in Classification of Species in the Semideciduous Forest of Lomerío, Bolivia”. *Forest Ecology and Management* (en prensa).
- Raich, J.; Khoon, G. 1990. “Effects of Canopy Openings on Tree Seed Germination in a Malaysian Dipterocarp Forest”. *Journal of Tropical Ecology* 6: 203-217.
- Schmith, A; Hogan, K; Idol, J. 1992. “Spatial and Temporal Patterns of Light and Canopy Structure in a Lowland Tropical Moist Forest. *Biotropica* 24(4): 503-511.
- Swaine, M.; Whitmore, T. 1988. “On the Definition of Ecological Species Groups in Tropical Rain Forest”. *Vegetation* 75: 81-86.
- Vasquez-Yanes, C. 1980. “Notas sobre Autoecología de los Arboles Pioneros de Rápido Crecimiento de la Selva Tropical Lluviosa”. *Tropical Ecology*, Vol. 21, 1: 103-112.
- Welden, C; Hewett, S; Hubbell, S; Foster, R. 1991. “ Sapling Survival, Growth and Recruitment: Relationship to Canopy Height in a Neotropical Forest”. *Ecology*, 72(1), 35-50.